Rev. Écol. Biol. Sol, 1987, **24** (3) : 369-388.

La rhizosphère : site d'interactions biologiques

PAR

P. BOTTNER & G. BILLÈS

C.E.P.E. - B.P. 5051 - 34033 Montpellier Cedex - France

Synopsis: This introductory paper deals with some recent data concerning the rhizosphere in terms of biological interactions.

Keywords: Rhizosphere - rhizosphere microorganisms - ressource utilization - nutrient transfers.

INTRODUCTION

La rhizosphère est définie comme un ensemble de microsites d'interactions fréquemment mutualistes entre les racines vivantes et des microorganismes (microflore et microfaune) ; ils se situent dans la racine (endorhizosphère) à l'interface racine-sol (rhizoplan) et dans le volume de sol proche de la racine (exorhizosphère). L'association racines-microorganismes est un phénomène qui a accompagné l'évolution des espèces probablement depuis fort longtemps puisque des structures similaires aux associations mycorrhiziennes ont été mises en évidence sur des racines de ptéridophytes, les premières plantes terrestres du Dévonien.

Dans ce volume consacré aux interactions entre organismes du sol, l'objet de cet article d'introduction au chapitre concernant la rhizosphère est de présenter quelques développements récents susceptibles d'orienter nos réflexions en matière d'interactions. Une part essentielle des travaux s'oriente vers des interactions directes entre organismes qui s'expriment en termes de transferts de substrats et de circulation d'éléments. D'autres mécanismes dont il sera moins question dans cet article doivent cependant être mentionnés. Parmi ceux-ci il convient de citer : 1. les modifications de l'atmosphère du sol avec

des concentrations de CO_2 pouvant atteindre 5 à 10 %, 2. la modification de la structure du sol périracinaire par la formation de complexes argilo-polysaccharidiques, l'action mécanique liée à la croissance de la racine avec un éventuel agencement des minéraux argileux, 3. les modifications dans les équilibres hydriques et ioniques liées aux transferts de masse ou la diffusion des éléments et les modifications du pH.

A) La racine source d'énergie pour la rhizosphère : exsudation, exfoliation, litière racinaire.

La racine durant sa croissance libère dans le sol des composés organiques relativement diversifiés par leur nature, leurs propriétés physico-chimiques, la fréquence et l'intérêt de leur apparition. La variété de ces composés est expliquée par la diversité de leurs origines et des sites de la racine où ils sont produits. La topographie des racines avec leurs sites d'exsudation ou d'exfoliation a été décrite par BALANDREAU et KNOWLES (1978), ROVIRA *et al.* (1979), ANDERSON *et al.* (1981) et COLEMAN *et al.* (1983). D'une manière très schématique, différentes zones de production de matériel peuvent être distinguées :

— La coiffe racinaire est le siège d'une production de mucilages, composés de sécrétions essentiellement polysaccharidiques et d'élimination dans le milieu de jeunes cellules à durée de vie très brève. Ce matériel est initialement peu colonisé par les microorganismes.

— La zone d'élongation racinaire située plus en retrait sécrète également du mucilage, elle est fortement colonisée par des bactéries qui transforment ce produit de sécrétion.

— Le passage vers la zone des poils absorbants est accompagné par la prédominance d'une production de composés à faible poids moléculaire tels que des sucres ou des acides aminés.

— Au-delà de la zone des poils absorbants, l'épaississement de la racine, le renouvellement du cortex, sa perforation par l'arrivée de racines secondaires, l'installation de mycorrhizes sont accompagnés d'une élimination dans la rhizosphère de cellules corticales mortes, ou sénescentes, de paquets de cellules, de leurs débris ou leurs lysats.

— Enfin, il convient d'y ajouter le renouvellement des racines fines avec production de litière racinaire.

Le matériel organique exsudé et exfolié est essentiellement constitué de sucres simples, de polysaccharides, d'acides aminés, de protéines à faible poids moléculaire, d'acides organiques, d'enzymes, d'hormones et d'autres composés capables de stimuler, d'attirer ou d'inhiber la microflore et la microfaune. Le C/N global de ce matériel est estimé à 30 (LYNCH, 1982), ce qui traduit une prédominance de polysaccharides (80 % environ).

Plusieurs équipes ont tenté de quantifier l'exsudation. Ces travaux ont été revus par WOLDENDORP (1981). Il s'avère que la racine libère dans le sol durant sa croissance sous forme de CO_2, CO_3^{2-} de composés organiques volatils, de composés hydrosolubles colloïdaux ou solides, de l'ordre de 10 à 20 % de

l'ensemble du matériel qui est élaboré au niveau de la photosynthèse ou de l'ordre de 20 à 40 % de l'ensemble du carbone qui est transloqué vers les racines. La proportion entre les composés hydrosolubles, insolubles et volatils est estimée à 1 : 5 : 10 (le CO_2 représente 70 à 80 % des composés volatils). NEWMAN (1985) considère que par gramme de racine produite, 10 à 100 mg sont éliminés sous forme soluble et 100 à 250 mg sous forme insoluble. Les composés insolubles sont constitués essentiellement par le mucigel (de l'ordre de 60 mg) et par les produits d'exfoliation. Le CO_2 qui se dégage dans la rhizosphère provient à parts égales de la respiration racinaire et de l'activité des microorganismes (WAREMBOURG, 1982).

Les plantes éliminent donc au niveau des racines actives des quantités non négligeables de matériel. Le débat est ouvert sur la signification de ce phénomène en terme de stratégie dans les flux d'énergie pour les plantes des milieux complexes et en terme de perte de production pour les plantes cultivées. Il est dans les deux cas essentiel de connaître dans quelle mesure ces phénomènes sont contrôlés par la plante et de quelle manière ils sont modifiés par l'environnement du sol.

La sécrétion constitue un des mécanismes actifs de l'exsudation en particulier la production de mucigel par les cellules de la coiffe (ROUGIER, 1976). Un autre type d'exsudation semble être simplement lié à la perméabilité des jeunes cellules racinaires. SMUCKER et SAFIR (1986) considèrent l'exsudation comme un phénomène passif qui résulterait d'un « overflow metabolism », c'est-à-dire de l'élimination de matériel soluble ou colloïdal au niveau de cellules jeunes de la pointe de la racine particulièrement perméables. Elle traduirait une imperfection temporaire dans la coordination entre, d'une part, l'assimilation, c'est-à-dire l'échange de CO_2 par unité de surface foliaire, et, d'autre part, l'utilisation des assimilats au niveau des différents puits. L'allocation des assimilats dans ce cas apparaît comme une fonction d'interaction compétitive entre l'assimilation et des puits multiples et distincts. Les conditions de l'environnement (atmosphère et sol) modifient les uns et les autres, mais pas forcément dans le même sens. Les sites d'élimination de l' « overflow » sont multiples : la surface des feuilles à faible cuticule mais aussi les cellules jeunes perméables des méristèmes racinaires.

WOLDENDORP (1981) explique de la même manière les dégagements momentanément élevés de CO_2 par les racines. Ils résulteraient d'une « wastfull oxydation » de sucres en excès lorsque l'assimilation excède l'utilisation pour l'édification du matériel de structure, de réserve ou de maintenance. La plupart des plantes, ainsi que des bactéries, sont susceptibles de développer de tels types d'oxydations à faible rendement : soit par un transfert d'électrons où un seul ATP est formé au lieu de deux ou bien par l'hydrolyse de l'ATP produit par les mécanismes normaux de phosphorylation.

L'exsudation est donc fonction de l'assimilation, de la translocation et de l'utilisation des photosynthétats. Elle est contrôlée par l'intensité lumineuse, les concentrations de CO_2 de l'atmosphère (ALLARD, 1980) et les variations nycthémérales qui contrôlent la translocation (BALANDREAU et FARES-HAMAS, 1975 ; WAREMBOURG et BILLÈS, 1979). Mais l'exsudation est aussi fonction de facteurs qui contrôlent la perméabilité des cellules, tels que les équilibres ioniques (TROLLDENIER et RHEINHABER, 1979) ou la vulnérabilité des membranes

cellulaires (BARBER et GUNN, 1974) ou tout simplement les gradients de concentration d'exsudats entre la cellule et le milieu extérieur (PRIKRYL et VANCURA, 1980).

REID et MEXAL (1977) et WHIPPS et LYNCH (1983), en examinant la réponse de l'exsudat à des stress hydriques de la plante, ont constaté une augmentation des composés hydrosolubles autour de la racine ; elle est également accompagnée d'une plus forte concentration de C dans la racine. Les auteurs l'expliquent soit par une réduction plus rapide de la croissance que de la photosynthèse ou par un phénomène d'osmose en réponse au stress hydrique ou encore par une réduction de l'activité microbienne rhizosphérique utilisatrice des exsudats.

L'exfoliation constitue un autre phénomène important de production de matériel dans la rhizosphère ; elle est due à un renouvellement rapide des cellules épidermiques. Il convient d'attribuer aussi un rôle essentiel au renouvellement très rapide des racines actives du sol. Son intérêt apparaît à deux niveaux. D'une part, elle représente une quantité importante de matériel assez facilement décomposable qui est fourni aux microorganismes (HENRY et DEACON, 1981 ; NEWMAN, 1985). A partir de l'examen de diverses formations, arborescentes, arbustives ou herbacées, FOGEL (1985) a estimé que le renouvellement des racines et des mycorrhizes associées représentait entre 40 et 85 % de la production primaire nette. D'autre part, le renouvellement rapide des racines signifie aussi que les fines racines se développent et vivent dans ou à proximité de sites biologiquement actifs, riches en matériel végétal en voie de décomposition et probablement le siège de réorganisation de N.

Ceci doit être pris en considération en terme d'interaction entre la rhizosphère et les décomposeurs sous forme de compétition pour les éléments tels que NH_4 mais probablement aussi sous forme de relations mutualistes. Les données micromorphologiques permettant de décrire la position des jeunes racines par rapport à la litière dans une échelle spatio-temporelle sont rares.

COLEMAN *et al.* (1977) a calculé que dans des formations herbacées, 50 % des fines racines ne survivaient pas au-delà de un mois ; 10 % subsistaient plus de 4 mois. En milieu herbacé également, WAREMBOURG (1977) a observé des taux de renouvellement racinaires de l'ordre de 50 % par an. Pour les plantes annuelles, la translocation des assimilats vers les racines est considérablement réduite dès la formation des organes reproducteurs (SAUERBECK et JOHNEN, 1976). Enfin, KUMMEROW *et al.* (1978) a mis en évidence des variations saisonnières dans la mort et la repousse des racines fines en fonction des rythmes dans des formations ligneuses du chaparral méditerranéen de la Californie du sud.

En conclusion, l'essentiel des connaissances concernant la qualité et la quantité de matériel fourni au sol par les racines actives, ainsi que les mécanismes d'exsudation a été obtenu principalement à partir de plantes cultivées. Il n'est pas démontré que les données obtenues à partir de ce matériel sont extrapolables aux espèces développées dans les milieux peu fertiles et les communautés complexes. Les espèces des milieux fertiles, à forte productivité et dont le système racinaire actif a un renouvellement rapide, ont des stratégies différentes des plantes à croissance lente et exploitant des sols

peu fertiles. Il serait d'un intérêt certain d'intégrer l'exsudation et son rôle dans les stratégies de la nutrition minérale. Ce point sera abordé ultérieurement.

Les possibilités de limitation des pertes d'énergie au niveau des racines ont été résumées par SMUCKER et SAFIR (1986), elles passent par : 1. l'amélioration de la coordination entre l'assimilation, la translocation, la croissance et la maintenance ; 2. le contrôle de la perméabilité des racines actives aux macromolécules organiques ou au molécules plus simples du type sucres simples ou acides aminés ; 3. la réduction du nombre de méristèmes actifs, perméables et à forte activité respiratoire ; 4. la diminution du taux de renouvellement des racines actives avec une augmentation de leur résistance aux conditions de l'environnement ; 5. la réduction de la respiration à faible rendement (« wastfull oxydation ») CN-résistance ; 6. la réabsorption et la réutilisation du CO_2 ou des bicarbonates par les racines. Mais un autre type de stratégie consiste aussi à tirer partie des relations mutualistes entre racines et microorganismes. Ceci fait l'objet du paragraphe suivant.

B) Les microorganismes de la rhizosphère.

La libération de substrats par la racine est à l'origine d'une différenciation quantitative et qualitative de la population microbienne du sol.

L'examen microscopique ou les techniques de comptage ont montré que de l'ordre de 10 % de la surface des racines actives était occupée par des colonies bactériennes et de l'ordre de 4 % par les champignons. Par comparaison, dans le sol, les surfaces occupées par les microorganismes sont estimés à moins de 1 %. Les bactéries se situent préférentiellement à la jonction des cellules épidermiques ; ceci pourrait indiquer que ces sites constituent des passages privilégiés des exsudats (LYNCH, 1982).

Il est communément admis que l'ensemble des groupes microbiens : bactéries, actinomycètes et champignons sont stimulés dans la rhizosphère, avec cependant une prééminence des bactéries (VANCURA et KUNC, 1977 ; VAN VUURDE et SCHIPPERS, 1980). Inventoriées par comptage, les colonies bactériennes diminuent d'une manière abrupte au-delà des quelques millimètres du rhizoplan (PAPAVIZAS et DAVEY, 1961). Cette image de la composition des populations microbiennes vient quelque peu d'être modifiée par NEWMAN *et al.* (1981) et NEWMAN (1985) qui montrent, si l'on examine les surfaces de contact entre les microorganismes et les racines, que le rapport entre surfaces occupées par les champignons/surfaces occupées par les bactéries variait pour l'espèce *Plantago lanceolata* de 0,3 à 14 suivant les conditions du milieu. La prédominance des champignons semble être liée à une déficience de P ou/et de N.

Si l'on examine la spécificité fonctionnelle des organismes de la rhizosphère, il ressort assez clairement que peu de bactéries sont aptes à biodégrader des composés tels que la pectine, la cellulose ou l'amidon (ROUAT *et al.*, 1960 ; NEAL *et al.*, 1973). Elles sont caractérisées par une croissance rapide et utilisent préférentiellement des molécules à faible poids moléculaire telles que celles des exsudats hydrosolubles. Par contre, parmi les champignons isolés de la rhizosphère un grand nombre sont susceptibles de dégrader les pectines, la cellulose et les constituants des membranes cellulaires exfoliées ou de la

litière racinaire. Bien qu'elle ne soit pas démontrée avec évidence, il n'est pas exclu qu'il existe une interaction dans la rhizosphère entre champignons et bactéries par l'intermédiaire d'ectoenzymes, l'un et l'autre de ces groupes exploitant des substrats différents (BENNETT et LYNCH, 1981 b).

L'examen des organismes de la rhizosphère a également été abordé en terme de biomasse par la méthode de fumigation-incubation. Deux procédures ont été utilisées : la comparaison au laboratoire de sols plantés et de sols restés sans plantes maintenus dans les mêmes conditions de température et d'humidité ou bien, la mesure de la biomasse marquée au ^{14}C dans des systèmes où les plantes sont soumises à une assimilation de ^{14}C. Le recours à la technique de fumigation, est essentiellement dicté par le souci d'estimer les microorganismes en terme de compartiment qui utilise l'énergie issue de la racine, minéralise et prélève des nutrients dans les microsites de sol proches de la rhizosphère. De ce fait, ce compartiment est susceptible d'entrer en concurrence avec les racines pour l'utilisation des éléments minéraux tels que N, P ou S ; mais on lui attribue aussi un rôle dans des mécanismes qui seront exposés ultérieurement, dans la mobilisation de ces nutrients et leur transfert du sol environnant vers la racine. La présence de plantes entraîne généralement une augmentation de la biomasse microbienne par rapport au sol extra-rhizosphérique ou bien à des sols maintenus sans plantes.

SALLIH *et al.* (1987) et BOTTNER *et al.* (1988) ont constaté que dans des sols biologiquement activés par un apport de matériel végétal, la présence de plantes n'augmentait pas la biomasse microbienne globale du sol comparativement à des sols non plantés. Suivant le mode de calcul de la biomasse utilisé, la biomasse globale du sol avec plantes est même inférieure à celle du sol sans plantes. Ceci a été expliqué par une compétition pour N et P entre plantes et microorganismes, l'incorporation de matériel végétal à C/N élevé ayant provoqué une forte immobilisation. Par contre, dans les mêmes sols devenus progressivement biologiquement inactifs avec le temps par épuisement du substrat, la présence de plantes augmente la biomasse microbienne de l'ordre de 3 à 4 fois, en comparaison avec le sol resté nu. Avec une culture de blé, HELAL et SAUERBECK (1984) observent des augmentations de biomasse de l'ordre de 2. MERCKX *et al.* (1986), par contre, concluent que la biomasse stimulée par les racines ne représente que de l'ordre de 6 % de la biomasse totale du sol. A cela il convient d'ajouter les données de BILLÈS *et al.* (1986) qui montrent que sous une culture de blé la biomasse microbienne d'un sol augmente de l'ordre de 75 % jusqu'au stade de l'épiaison puis audelà elle diminue. En définitive, actuellement, il ressort de ces recherches que l'augmentation de la biomasse microbienne sous l'action des racines est essentiellement fonction de l'activité biologique du sol colonisé par les racines. Ceci rejoint les conclusions de WOLDENDORP (1981). En examinant un certain nombre de travaux consacrés à l'inventaire des microorganismes par les méthodes de comptage classiques dans et à l'extérieur de la rhizosphère, cet auteur conclut que la microflore rhizosphérique est davantage dépendante de l'espèce végétale que du type de sol : le rapport nombre de colonies bactériennes dans la rhizosphère/nombre de colonies extra-rhizosphériques est nettement plus élevé dans les milieux naturels peu fertiles avec des plantes sauvages que dans les milieux fertiles avec des plantes cultivées. La densité bactérienne dans la rhizosphère semble relativement indépendante de la

densité du sol non rhizosphérique. Mais il n'est pas démontré qu'elle est indépendante du niveau de fertilité du sol.

La délimitation de la rhizosphère dans l'espace a également été examinée en terme de biomasse. HELAL et SAUERBECK (1984) ont montré qu'elle dépassait largement les quelques millimètres au-delà du rhizoplan ; cette extension de la rhizosphère a été rattachée à des activités phosphatasiques et pourraient être expliquées par la présence de mycorrhizes.

Il convient cependant d'être prudent dans l'interprétation des valeurs de biomasse obtenues par la technique de fumigation dans les sols au contact des racines. Si la fumigation est effectuée en présence d'un enracinement dense, le matériel végétal interfère sur la mesure en sous-estimant la biomasse microbienne (MARTENS, 1985). Par contre, avec un enracinement à densité correspondant à une terre de culture, LYNCH et PANTING (1980) ne remarquent pas d'interférence. Si la fumigation est effectuée sur un sol dont on a préalablement éliminé les racines, la biomasse risque d'être sous-estimée également puisqu'une partie des bactéries est restée séquestrée sur la paroi des racines (MARTIN et FOSTER, 1985).

En conclusion, il convient de mettre en relief l'extrême hétérogénéité des populations microbiennes dans la rhizosphère. Celle-ci est due à une variation temporelle. La racine dans sa croissance rencontre une diversité de microorganismes qui colonisent sa coiffe puis s'étendent en retrait de la coiffe vers la zone d'élongation, les poils absorbants et au-delà. Le succès de la colonisation est fonction des mécanismes d'adhésion de la bactérie sur la paroi racinaire, de l'affinité du substrat, et probablement, comme le montrera la suite de ce texte, de substances de régulation ou des substances de reconnaissance d'origine végétale ou microbienne. On admet une prédominance des bactéries à la pointe des racines puis une plus forte densité d'hyphes mycéliennes plus en retrait là où les composés exfoliés prédominent. Ceci dénote probablement des affinités de substrat. En terme d'interaction, les mycéliums de champignon jouent probablement un rôle dans la liaison de la rhizosphère avec son environnement immédiat, lieu de décomposition de la litière racinaire.

A l'hétérogénéité due à la variation du substrat dans le temps et dans l'espace, il faut ajouter l'hétérogénéité dans l'environnement racinaire. Elle apparaît dans de nombreux schémas qui représentent les microsites racinaires (COLEMAN, 1985). Elle a essentiellement été mise en évidence par la coexistence dans la rhizosphère d'organismes et de mécanismes qui témoignent d'environnements contradictoires. Par exemple, WOLDENDORP (1981) signale l'existence de nitrification dans la rhizosphère où pourtant NH_4^+ est rapidement soustrait du milieu et où la teneur en O_2 est susceptible d'être plus réduite. De même SCOTT-SMITH et TIEDJE (1979) ont mis en évidence l'existence de germes dénitrifiants. Il convient donc de considérer la rhizosphère comme un milieu dynamique très hétérogène où la diversité spatiale et temporelle des microsites et des substrats et les liaisons avec le monde extra-rhizosphérique entraînent des déséquilibres permanents dans les populations microbiennes.

C) Transferts d'énergie.

L'utilisation d'un substrat par les microorganismes est généralement décrit en termes de croissance et de maintenance :

$$ds/dt = y^{-1} \mu x + mx \qquad (1)$$

ds/dt = quantité de substrat utilisé en un temps dt ; x = biomasse microbienne présente ; μ = le coefficient de croissance spécifique ; m = le coefficient de maintenance ; y = le coefficient de rendement.

Sur ces bases, NEWMAN et WATSON (1977) ont proposé un modèle mathématique de croissance rhizosphérique. Dans une extrême simplification, la portion de racine est considérée comme un cylindre régulier, et la production de substrat est considérée constante dans le temps. La population microbienne s'établit autour de la racine en un manchon où la densité microbienne diminue en fonction de l'éloignement de la racine. Le gradient de densité des organismes est fonction de la production de substrat, de sa vitesse de diffusion et de sa vitesse d'utilisation. Le modèle a été testé à partir des données individuelles disponibles. Mais sa validation est restée fragmentaire. Il met en évidence un développement rapide de la microflore rhizosphérique de telle sorte que les microorganismes sont rapidement limités à une utilisation de l'énergie essentiellement pour leur maintenance. Cette description est assez conforme aux observations de BENNETT et LYNCH (1981, a) qui définissent un « potentiel de colonisation » de la rhizosphère ; c'est le maximum de population microbienne qui peut être maintenu en un moment donné autour de la racine. En culture gnotobiotique, ce potentiel apparaît assez stable pour une espèce végétale définie et est indépendant de l'inoculum. Cette définition est assez proche de la « capacité biotique » d'un sol. Ce modèle fait aussi ressortir que la population rhizosphérique est nettement plus dépendante de l'exsudation que des ressources du sol. Une relative indépendance de la microflore rhizosphérique vis-à-vis du milieu sol a déjà été mentionnée précédemment.

Cependant, ce modèle ne prend pas en compte un certain nombre de phénomènes pourtant importants dans les conditions naturelles. La production de substrat dans la rhizosphère n'est probablement pas un phénomène continu comme nous l'avons montré au paragraphe 1, elle subit des fluctuations. Les unes sont irrégulières et fonction des variations de l'environnement de la plante, les autres sont régulées par les rythmes physiologiques de la plante. Dans l'équation mentionnée ci-dessus, l'élément le plus difficile à décrire est probablement l'énergie de maintenance des microorganismes de la rhizosphère. BARBER et LYNCH (1977) ont montré que le nombre de bactéries de la rhizosphère par unité de poids de racine augmentait avec la croissance et l'âge des racines. Cependant, il existe très peu de données permettant de déceler l'état d'activité de ces microorganismes, par exemple, le dégagement de CO_2 par unité de biomasse microbienne. ANDERSON et DOMSCH (1985, a, b) en essayant de déterminer la quantité de substrat nécessaire pour maintenir l'activité des microorganismes du sol à un niveau constant ont montré que l'énergie de maintenance (m) d'organismes maintenus à une activité optimale était de 2 à 3 fois plus élevée que celle des organismes en dormance. Par contre, les organismes actifs dégagent environ 10 fois plus

de CO_2 par unité de biomasse (q CO_2) que les organismes en dormance. Les auteurs concluent que, dans les microorganismes en dormance, une partie du CO_2 provient de l'utilisation de substrat endogène, c'est-à-dire de leur réserve. Il est vraisemblable que tous les microorganismes développés à partir des substrats racinaires ne sont pas au même niveau d'activité. Ils sont stimulés lors du passage de la pointe de la racine puis sont soumis à un changement et probablement à une réduction de substrat. L'activité microbienne considérée dans les microsites de la rhizosphère est donc probablement très hétérogène. Il convient également de tenir compte de la capacité de certains microsites du sol à maintenir les microorganismes en survie avec de très faibles énergies de maintenance. Ces capacités ont été mises en évidence mais leur explication reste fragmentaire. Elles pourraient correspondre à certaines structures micromorphologiques fréquemment observées telles que les bactéries ou les colonies de bactéries enveloppées dans une couche muqueuse et d'argiles plus ou moins orientées. Van Veen *et al.* (1984) ont montré que les sols argileux avaient une meilleure capacité de protection des microorganismes que les sols sableux. De telles microstructures sont souvent observées autour de la racine (Lynch, 1982) et pourraient expliquer la survie des microorganismes dans la rhizosphère (Merckx et Martin, 1987 ; Bottner *et al.*, 1988). Il serait également intéressant d'examiner le rôle du mucigel comme possibilité de réserve de maintenance. En définitive, à la biomasse microbienne sont liés des éléments tels que N, P et S dont il sera question dans le dernier paragraphe. Ils sont partiellement libérés à la mort des microorganismes, ils sont réutilisés par de nouvelles populations ou par la plante. La mobilité des éléments liés à la biomasse microbienne rhizosphérique est essentielle pour la nutrition minérale ; ceci explique l'intérêt d'une meilleure connaissance de l'activité et des taux de renouvellement de ces organismes.

En terme d'utilisation de substrat, des résultats intéressants, relativement récents, ont été obtenus dans l'étude du fonctionnement des réseaux de mycorrhizes en utilisant les mêmes techniques que celles qui permettent de suivre la distribution des assimilats dans la plante : les marquages courts au ^{14}C par assimilation de $^{14}CO_2$. Bien que les mycorrhizes soient généralement considérées comme des biotrophes stricts, c'est-à-dire nécessitant comme substrat des composés organiques simples qu'elles prélèvent dans la racine, un certain nombre de travaux cités par Coleman *et al.* (1983) démontrent que parmi ces champignons certains sont toutefois capables d'utiliser des substrats plus complexes. Certaines ectomycorrhizes sont capables de produire des celluloses et d'utiliser la cellulose comme source de carbone. La signification écologique de ces données reste à être déterminée, mais elles indiqueraient que les mycorrhizes seraient non seulement des éléments de transport d'éléments mais aussi de décomposition, c'est-à-dire de mobilisation. Concernant la plante, il existe une interdépendance entre assimilation et développement mycorrhizien (Smucker et Safir, 1986). Des intensités lumineuses élevées, par exemple, favorisent le développement des mycorrhizes vésiculo-arbusculaires. Un rôle important dans cette interdépendance est évidemment joué par l'utilisation des assimilats. Pang et Paul (1980) en comparant des légumineuses mycorrhizées et non mycorrhizées ont montré que 47 % du ^{14}C fixé était transloqué vers les racines des plantes infectées et 37 % pour les plantes non infectées. Les racines mycorrhizées dégageaient deux fois plus de $^{14}CO_2$ que les racines

non mycorrhizées (26 % contre 15 %). Cependant l'association fongique n'a amélioré ni la croissance des plantes, ni la fixation de N_2. Ces auteurs concluent que l'augmentation de l'assimilation due à l'amélioration de l'équilibre de P dans la plante n'a fait que compenser les besoins énergétiques des mycorrhizes. Le coût énergétique de la mycorrhization est probablement élevé, en particulier dans les plantes ligneuses. Mais sa signification écologique apparaît assez clairement : le réseau mycilien est généralement plus développé dans les plantes à faible densité de racines fines que dans les plantes herbacées. Le succès de l'infection des racines par les mycorrhizes est déterminé essentiellement par la déficience en P de la plante. La perméabilité des membranes cellulaires des racines de plantes déficientes en P semble jouer un rôle dans le processus. Les modifications qu'entraînent la présence des mycorhizes sur la translocation dans les racines ont été examinées par LING-LEE *et al.* (1977). Ils ont montré sur des racines d'eucalyptus que l'établissement des mycorrhizes était accompagné d'une diminution importante de la production de mucigel dans la rhizosphère. Ceci fut interprété comme une déviation de la translocation vers les mycorrhizes. Elle signifierait que la mycorrhization est accompagnée d'une modification de la structure des populations microbiennes dans la rhizosphère proche de la racine ou du rhizoplan. COLEMAN *et al.* (1983) utilisent le terme de « rhizosphère des mycorrhizes » pour désigner une association probablement interactive entre les mycéliums fongiques et des bactéries qui se développent autour d'eux. Par exemple, dans des litières, on a isolé des bactéries utilisant comme substrat l'oxalate de Ca^{++} précipité autour des hyphes mycéliennes.

L'extension de la rhizosphère à quelques cm au-delà des racines a également été mise en évidence par HELAL et SAUERBECK (1982) en terme de biomasse ; elle a été mise en relation avec des activités phosphotasiques et des modifications dans l'extractibilité du P organique. Enfin, COLEMAN *et al.* (1983) dans leur revue bibliographique présentent également des arguments qui démontreraient que le C fourni aux champignons ectomycorrhiziens n'est pas exclusivement utilisé par ceux-ci pour leur croissance et leur renouvellement. En effet, à partir de N minéral prélevé dans le sol, les mycéliums élaboreraient des composés du type glutamate et glutamine qui retourneraient dans la plante.

Récemment, BROWNLEE *et al.* (1983) et READ *et al.* (1985) ont montré que les mycorrhizes vésiculo-arbusculaires et les ectomycorrhizes pouvaient établir un réseau mycélien qui interconnecterait les plantes d'une même espèce mais aussi d'espèces différentes. Les connexions interspécifiques seraient facilitées par la faible spécificité des mycorrhizes vis-à-vis de leurs hôtes. L'utilisation de ^{14}C montre que les assimilats circulent d'une plante à une autre par l'intermédiaire de ces systèmes de connexion. En effet, en marquant temporairement une plante à partir de $^{14}CO_2$; ces auteurs ont retrouvé le traceur dans les plantes voisines : essentiellement dans leurs mycorrhizes et les racines et à un degré moindre dans les parties aériennes. Le sens du transfert des assimilats d'une plante à une autre est fonction du gradient de concentration. Des transferts de plantes ensoleillées vers des plantes artificiellement ombragées ont en effet été observés. Ce phénomène a également été mis en évidence dans des communautés complexes en milieu naturel avec des transferts vers d'autres arbres d'espèces différentes et des buissons sur des

distances de quelques mètres. Par des réseaux de ce type, les auteurs ont de plus montré au laboratoire des transferts d'H_2O et font référence à des travaux démontrant des transferts de P entre plantes. En définitive, ces recherches démontrent l'existence de transferts d'éléments entre plantes d'une même communauté ; la liaison étant assurée par les mycéliums, en particulier ectomycorrhiziens dont la durée de vie est relativement longue. Cependant, la tâche essentielle dans un proche avenir sera de déterminer la signification écologique de ces données et leur importance dans l'écosystème.

En définitive, des recherches actuelles se dégagent une tendance attribuant un rôle croissant au mycélium des champignons. Leur capacité de mobilisation des éléments du sol n'est pas démontrée avec certitude ; ce point sera abordé dans le chapitre suivant. Par contre, il devient de plus en plus clair qu'ils jouent un rôle de liaison entre la rhizosphère et le milieu extra-rhizosphérique, et entre les racines d'espèces intra et interspécifiques.

D) **Transferts d'éléments.**

Trois facteurs essentiels contribuent à la nutrition minérale des plantes :

— La minéralisation des composés organiques ou la solubilisation des éléments minéraux. Le taux de minéralisation est fonction de la nature du matériel ou de son degré de protection ou de séquestration par les argiles ou par d'autres composés organiques. La minéralisation est essentiellement un phénomène endo- ou exo-enzymatique.

— La capacité d'absorption des composés minéraux par les plantes ; elle s'exprime en termes de surfaces racinaires actives et de force d'absorption ou d'échange ionique.

— Le troisième facteur relie les deux précédents ; il est défini par les mécanismes qui permettent la mobilité des ions dans le sol : les transferts de masse et la diffusion ionique. La diffusion ionique est le mécanisme prédominant dans la plupart des sols.

NYE (1977) a examiné la réponse de l'absorption des plantes et de leur croissance à des variations de diffusion des éléments dans le sol tels que le potassium, l'ammonium, les phosphates et les nitrates. Ses calculs montrent que la diffusion des éléments en faible concentration (ce qui correspond à la plupart des sols des milieux naturels) est beaucoup plus réduite que la capacité d'absorption des racines. Il en conclut que la faible diffusion des éléments vers la racine est un facteur limitant essentiel dans la nutrition minérale des plantes dans les sols.

Face à cette situation, la stratégie d'adaptation des plantes s'exprime essentiellement de plusieurs manières : par une augmentation des capacités d'absorption, c'est-à-dire la quantité d'ions absorbés par unité de poids de racines, une augmentation de la capacité d'exploration du volume du sol, une stimulation de la minéralisation et de la solubilisation des éléments. CHAPIN (1980) dans sa revue bibliographique sur la nutrition minérale des plantes sauvages distingue en termes d'exploitation du sol par les racines et de capacité d'absorption deux types de stratégie. L'une est adaptée aux milieux fertiles caractérisés par des variations importantes de la concentration des éléments dans les solutions du sol. Les espèces liées à ces milieux répondent à cette

situation par une certaine aptitude à varier le rapport racines/parties aériennes et leur capacité d'absorption ionique par unité de poids de racines. L'autre est adaptée aux milieux peu fertiles qui sont caractérisés par des concentrations ioniques en permanence faibles ; les transferts de masse des éléments deviennent négligeables et leur diffusion est réduite. Les espèces liées à ces milieux maximisent leur nutrition minérale essentiellement par le développement d'un système racinaire important et par le recours aux mycorrhizes. La faible disponibilité des éléments du sol est également accompagnée d'une capacité photosynthétique réduite inhérente à ces espèces. En terme énergétique, le maintien d'un système racinaire important est compensé par un taux de renouvellement relativement réduit, et la longévité des racines expliquerait partiellement la relativement faible capacité d'absorption ionique par unité de poids de racine qui caractérise la plupart de ces plantes (CHAPIN, 1980). Le pouvoir limité de ces espèces d'augmenter leur capacité d'absorption expliquerait leur réponse médiocre en terme de production à la fertilisation minérale.

Les mycorrhizes explorent des volumes de sol situé nettement au-delà des poils absorbants. Un débat fondamental reste cependant ouvert : elles sont susceptibles de prélever et de transporter H_2O ou des éléments tels que P mais il n'est pas prouvé d'une manière irréfutable qu'elles sont capables de mobiliser cet élément, c'est-à-dire de le solubiliser ou de le minéraliser par des mécanismes spécifiques. Deux processus sont susceptibles d'intervenir : un prélèvement d'éléments préalablement minéralisés par l'activité enzymatique des microorganismes qui se trouvent dans les microvolumes exploités par les mycorrhizes, ou bien une activité enzymatique propre, liée aux mycorrhizes et apte à minéraliser des molécules organiques. BARLETT et LEWIS (1973) cités par COLEMAN *et al.* (1983) mentionnent l'existence de phosphatases acides de surface dans des ectomycorrhizes et des mycorrhizes vésiculo-arbusculaires aptes à solubiliser P à partir de composés organiques et inorganiques complexes. Ceci expliquerait la prolifération des mycéliums dans des microsites du sol riches en matière organique. On attribue également aux champignons mycorrhiziens un rôle dans la mobilisation des éléments, lié à leur capacité de produire des composés complexants tels que l'acide oxalique. Celui-ci en complexant des métaux ou des alcalino-terreux tels que Fe, Al ou Ca solubiliserait le phosphate associé. Dans ce même cas, mentionnons enfin le rôle des sidérophores, produits microbiens complexant le fer dans certains milieux et pouvant ainsi intervenir dans la nutriton minérale.

Le bénéfice pour la plante des interactions mutualistes racines-mycorrhyzes apparaît donc en premier au niveau de l'augmentation du volume de sol exploité en réponse à la faible mobilité des ions. Il convient d'y ajouter l'existence probable de mécanismes propres de solubilisation et peut-être de minéralisation essentiellement pour P. Les mycorrhizes assurent ainsi le lien entre plantes supérieures.

Depuis ces dernières années, un certain nombre d'équipes ont démontré l'existence d'un autre mécanisme de minéralisation en particulier de N qui est lié à l'activité rhizosphérique. Il découle de l'interaction entre plantes, bactéries, protozoaires et nématodes. McGILL *et al.* (1981) distinguent trois types de minéralisation du matériel organique du sol : 1. celle du matériel végétal, elle est généralement accompagnée d'une forte réorganisation, 2. celle des

composés humifiés, elle est lente, 3. « une minéralisation biologique » ; celle-ci résulte de la prédation des bactéries et, à un degré moindre, des champignons par la mésofaune en particulier protozoaires et nématodes. Les proies : bactéries et champignons, ont un C/N faible (5 à 12). Celui des prédateurs est du même ordre. La prédation s'accompagne d'un dégagement important de CO_2, ce qui dénote un rendement faible des mécanismes de transformation du matériel microbien en biomasse de protozoaires ou de nématodes (ANDERSON *et al.*, 1981). Les examens au microscope font apparaître une ingestion des bactries avec une élimination dans les résidus de bactéries restées intactes et vivantes. Celles-ci peuvent représenter de 30 à 60 % des bactéries ingérées. Un autre processus propre à certains nématodes consiste à vider les hyphes mycéliennes de leur contenu protoplasmique avec un stylet et à abandonner les mycéliums partiellement vidés. En terme de nutrient, l'essentiel de ces transformations consiste en une libération dans le sol, par excrétion, de composés azotés, en particulier NH_4, de l'urée et des acides aminés. Cette libération de NH_4 ou de N facilement minéralisable n'est pas toujours nette, en particulier dans le cas des champignons ingérés par des nématodes. La libération du N minéral ou sous des formes organiques à faible poids moléculaire apparaît comme une élimination d'un excédent de N dû au faible rendement énergétique de la transformation.

Ces processus ont été examinés d'une manière assez systématique par COLEMAN *et al.* (1975, 1977), COLE *et al.* (1978), WOODS *et al.* (1982), et COÛTEAUX *et al.* (1986) en microcosmes gnobiotiques ; l'objectif était d'étudier l'effet de la prédation dans des systèmes de complexité croissante. Les conclusions de ces auteurs sont les suivantes : 1. la prédation est accompagnée d'un dégagement de CO_2, cette stimulation de l'activité est d'autant plus importante que le système est plus complexe ; 2. elle est généralement accompagnée d'une minéralisation d'éléments tels que N et P ; 3. la prédation est généralement accompagnée par la biodégradation de composés organiques relativement stables du sol. Globalement, la minéralisation biologique correspond donc à une accélération du cycle des éléments du sol. La prédation stimule le rajeunissement des populations microbiennes, il en résulte une activité et une diversité enzymatiques capables de biodégrader les molécules organiques du sol relativement stables ou protégées. ELIOTT *et al.* (1979), puis CLARHOLM (1984 et 1985) ont augmenté la complexité du système en y ajoutant des plantes. Il en résulte une augmentation de la teneur en N dans le matériel végétal (elle est multipliée par 2) ou une augmentation du rendement.

Bien que les ciliés, les flagellés et les amibes nues soient présents dans l'ensemble du sol, tous sont nettement plus abondants dans la rhizosphère (DARBYSHIRE et GRAEVES, 1967). En biomasse ou en nombre, le groupe le plus important est représenté par les amibes nues essentiellement prédatrices des bactéries. Sur ces constatations, ANDERSON *et al.* (1981), COLEMAN *et al.* (1983) et CLARHOM (1985) ont proposé un modèle conceptuel du cycle des éléments en particulier de N lié à l'activité rhizosphérique. La production de substrat par la racine, au cours de sa croissance, induit une succession d'événements dans le sol péri-racinaire impliquant les bactéries et les protozoaires et qui aboutit à une minéralisation locale, proche de la racine, d'azote organique. Les bactéries sont situées dans le sol à la surface des particules de matière organique avec généralement de faibles activités dues au manque de substrat utilisable.

Le passage de la pointe de la racine, en apportant dans le microvolume, durant un court moment, du substrat facilement minéralisable, stimule momentanément l'activité et le développement microbien. La diversité et l'activité enzymatiques des bactéries ainsi stimulées provoque une minéralisation de l'azote de la matière organique du sol. L'augmentation de la concentration de CO_2 attire et active les protozoaires. La prédation entraîne une libération de NH_4 dans des zones en retrait de la coiffe de la racine où le développement des bactéries et la réorganisation de N sont freinés par épuisement du substrat.

L'excès de NH_4 libéré au contact immédiat de la racine serait alors utilisé par la plante. Basé sur les données qui ont été exposées ci-dessus, ce modèle reste conceptuel. Il serait d'un intérêt certain de démontrer son importance dans la rhizosphère et dans les conditions naturelles.

Indépendamment des mécanismes, la question essentielle qui reste posée consiste à savoir si la rhizosphère est susceptible de provoquer un surcroît de minéralisation de N. Une réponse positive à cette question a été apportée par SALLIH *et al.* (1987). Dans deux sols incubés avec du matériel végétal marqué au ^{15}N, une partie des échantillons a été incubée sans plantes, l'autre partie a été maintenue dans les mêmes conditions d'incubation mais avec des cultures successives de blé. Dans le sol nu, le rapport isotopique de N de la biomasse microbienne a augmenté durant les phases actives de la décomposition du matériel végétal puis, il est resté stable durant deux ans ; cette stabilité est due au faible taux de renouvellement des microorganismes ceci étant confirmé par le faible dégagement de CO_2 et par une accumulation de nitrates. Le rapport isotopique de N des nitrates était identique à celui de N de la biomasse microbienne : les nitrates résultent de la mort d'une partie des microorganismes après épuisement du substrat. Dans les échantillons avec cultures successives de blé, après la période de forte activité, le rapport isotopique de N prélevé par les plantes avait diminué de la même manière. Cette diminution dans la biomasse et dans la plante ne peut pas être expliquée uniquement par une fixation non symbiotique de N_2. Elle est vraisemblablement due à un surcroît de minéralisation de N natif du sol, c'est-à-dire de N organique relativement stable. Cela montrerait que la racine mobilise effectivement un surcroît de N du sol. BILLES *et al.* (1986) ont montré dans des modèles expérimentaux qu'une culture de blé avait prélevé 5 fois plus de N que la quantité de N minéral accumulé durant le même temps dans le sol resté nu et incubé dans les mêmes conditions d'humidité et de température.

En conclusion, autour de la racine se maintient une biomasse microbienne qui constitue une réserve importante d'éléments tels N et P, puisque la biomasse microbienne est riche en éléments biogènes. Une fraction de ces éléments provient de la réorganisation des éléments minéraux formés dans le sol extra-rhizosphérique. Mais un certain nombre de données indiquent qu'une partie de ces éléments ont été mobilisés à partir de la matière organique stable du sol sous l'action de la rhizosphère. Un certain nombre de problèmes fondamentaux se posent quant au devenir de ces éléments, en particulier, vis-à-vis de la nutrition minérale. 1. Les éléments biogènes accumulés dans la biomasse microbienne sont libérés à la mort des microorganismes, ils sont alors partiellement minéralisés. Les sites de production de N minéral sont aussi des sites de forte demande en N, soit par les nouvelles populations de microorganismes, soit par les racines. Ils constituent des zones de compétition pour l'azote entre microorganismes et plantes. La réorganisation est essentielle-

ment contrôlée par le substrat fourni par la plante en termes qualitatifs et quantitatifs. Il varie dans le temps et dans l'espace : l'exsudation, l'exfoliation et la formation de litière racinaire en sont les composantes essentielles. Il est donc important de connaître les paramètres qui contrôlent l'activité des microorganismes dans la rhizosphère tels que leur vitesse de renouvellement, le rendement de l'utilisation des substrats, la prédation des bactéries ou champignons par les protozoaires ou les nématodes, les mécanismes de protection des organismes qui assurent leur survie avec de faibles énergies de maintenance, etc. 2. Un autre point essentiel concerne la quantification des flux d'énergie et d'éléments dans les conditions naturelles en fonction des différentes stratégies des plantes. Ces stratégies s'exercent au niveau des assimilats investis dans les racines en termes de longueur des racines, volume de sol exploité, maintien d'associations mycorrhiziennes, vitesse de renouvellement, et maintenance. En terme de fourniture de substrats, elles s'expriment sous forme de variations dans l'exsudation, d'exfoliation et de litière racinaire.

Le point essentiel à élucider est de déterminer, dans les milieux complexes, l'importance relative des différents mécanismes qui ont été mis en évidence dans la rhizosphère. Une formation herbacée à enracinement dense où les rhizosphères occupent un volume important de sol se comporte différemment qu'une formation ligneuse où les mycorrhizes participent à l'exploitation du sol.

CONCLUSION

L'exsudation, l'exfoliation ou la production de litière racinaire fournissent dans les microsites immédiats des racines des composés dont la plupart sont facilement utilisables comme substrat par les microorganismes. Il en résulte un développement de microflore et de microfaune quantitativement et qualitativement différent de celui du sol non rhizosphérique et qui est contrôlé par l'activité des racines. Il s'exprime en nombre de germes, en éléments biogènes engagés dans la biomasse microbienne et en activité microbienne différente de l'activité extra-rhizosphérique. Il en résulte des modifications dans les taux de minéralisation de la matière organique du sol, dans le volume de sol exploité par les racines, dans les transferts des éléments minéraux et dans l'environnement. Parmi les bénéfices pour la plante qui résultent de cette action, certains sont indéniables tels que l'augmentation de l'exploitation du sol par les mycorrhizes, la fixation de N_2, l'amélioration de la pénétration mécanique des racines grâce au mucigel de la coiffe de la racine, l'amélioration du contact sol-racines pour le transfert des ions, le contrôle de la pénétration des métaux lourds, etc. D'autres effets de l'activité rhizosphérique sur le fonctionnement de la plante ne sont pas élucidés. En particulier, ceux qui concernent le contrôle par la plante du développement de germes pathogènes, soit par compétition au sein des populations microbiennes, soit par modification de l'environnement racinaire, soit encore par la production par la plante ou par les microorganismes de régulateurs de croissance (BENNETT et LYNCH, 1981, b).

Au niveau des objectifs de la recherche, une attention particulière devra être portée à la signification écologique de l'interaction plantes-microorganismes en terme de stratégies adaptatives et des conséquences qui en résultent dans la dynamique des communautés complexes.

RÉSUMÉ

Cet article d'introduction examine quelques données récentes en termes d'interactions entre organismes. La partie 1 concerne la racine comme source de substrat pour les microorganismes. Elle examine (1) la signification de l'exsudation en termes de physiologie de la plante et de son environnement, (2) l'exfoliation racinaire et (3) la litière racinaire. La partie 2 est consacrée aux microorganismes de la rhizophère en nombre de germes, groupements fonctionnels, biomasse microbienne et activité. La partie 3 examine l'utilisation des ressources par les microorganismes et le rôle des mycorrhizes comme réseau de liaison entre les plantes. Enfin la partie 4 est consacrée aux transferts de nutrients à travers la rhizosphère, où quelques mécanismes spécifiques d'interactions biologiques sont examinés.

SUMMARY

The Rhizosphere: microsites of biological interactions

This introductory paper deals with some recent data concerning the rhizosphere in terms of biological interactions. Section 1 deals with the roots as supply of ressources for the microorganisms: root litter production, root exfoliation and exudation. The exudation is reviewed in relation to plant physiology and plant environment. Section 2 concerns the microorganisms: their number, functions, biomass and global activity. Section 3 deals with substrat utilization by the microbial organisms and the mycorrhiza as interconnection network between plants. Section 4 concerns the nutrient transfers troughout the rhizophere with the review of some specific microbial interactions.

REFERENCES

ALLARD (J. L.), 1980. — *Über den Assimilatebedarf von Pflanzenwurzeln und deren Umsatz im Boden unter dem Einflusz verschiedener ökologischer Factoren.* Inaugural Dissertation. Rheinischen Friedrich - Wilhelms. Universität Bonn, 135 p.

ANDERSON (R. V.), COLEMAN (D. C.) & COLE (C. V.), 1981. — *Effects of saprotrophic grazing on net mineralization. In: Terrestrial Nitrogen Cycles.* F. E. CLARK and T. ROSSWALL. Eds. Ecol. Bull. (Stockholm), **33**: 49-115.

ANDERSON (T. H.) & DOMSCH (K. H.), 1985, a. — Determination of ecophysiological maintenance carbon requirements of soil microorganisms in a dormant state. *Biol. Fert. Soils,* **1**: 81-89.

ANDERSON (T. H.) & DOMSCH (K. M.), 1985, b. — Maintenance requirements of actively metabolizing microbial populations under in situ conditions. *Soil Biol. Biochem,* **17**: 197-203.

BALANDREAU (J.) & KNOWLES (R.), 1978. — *The rizosphere. In: Interactions between non-pathogenic soil microorganisms and plants.* Y. R. DOMMERGUES and S. V. KRUPA Eds. Elsevier Scientific Publishing Company.

BALANDREAU (J.) & FARES-HAMAS (I.), 1975. — Importance de la fixation d'azote dans la rhizosphère du riz. Colloque Rhizosphère (1974). *Soc. Bot. France,* **122**: 109-119.

BARBER (D. A.) & GUNN (K. B.), 1974. — The effects of mecanical forces on the exsudation of organic substances by the roots of cereal plants grown under steril conditions. *New Phytol.*, **73**: 39-45.

BARBER (D. A.) & LYNCH (J. M.), 1977. — Microbial growth in the rizosphere. *Soil Biol. Biochem.*, **9**: 305-308.

BARLETT (E. M.) & LEWIS (D. H.), 1973. — Surface phosphate activity of mycorrhizal roots of beech. *Soil Biol. Biochem.*, **5**: 249-257.

BENNETT (R. A.) & LYNCH (J. M.), 1981, a. — Colonization Potential of bacteria in the rhizosphere. *Current Microbiology*, **6**: 137-138.

BENNETT (R. A.) & LYNCH (J. M.), 1981, b. — Bacterial growth and development in the rhizosphere of gnobiotic cereal plants. *J. of General Microbiology*, **125**: 95-102.

BILLÈS (G.), GANDAIS-RIOLLET (N.) & BOTTNER (P.), 1986. — Effet d'une culture de graminées sur la décomposition d'une litière végétale, marquée au ^{14}C et ^{15}N, dans le sol, en conditions contrôlées. *Acta Oecologia Oecol. Plant.*, **7, 3**: 273-286.

BOTTNER (P.), SALLIH (Z.) & BILLES (G.), 1988. — Root Activity and carbon metabolism in soils *(A paraître)*.

BROWNLEE (C.), DUDDRIGE (J. A.), MALIBARI (A.) & READ (D. J.), 1983. — The structure and function of mycelia systems of ectomycorrhizal roots with special reference to their role in forming inter-plant connections and providing pathways for assimilate and water transport. *Plant and Soil*, **71**: 433-443.

CHAPIN (F. S.), 1980. — The mineral nutrition of wild plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **11**: 233-360.

CLARHOLM (M.), 1984. — *Heterotrophic free-living protozoa: neglected microorganisms with an important task in regulating microbial populations.* Current Perspectives in Microbial Ecology KLUG M. J., REDDY Eds., American Soc. for Microbiology, 321-326.

CLARHOLM (M.), 1985. — *Possible roles for roots, bacteria, protozoa and fungi in supplying nitrogen to plants. In: Ecological Interactions in Soil.* A. H. FITTER, Ed. Blackwell Scientific Publications, 355-365.

COLE (C. V.), ELLIOTT (E. T.), HUNT (H. W.), COLEMAN (D. C.) & CAMPION (M. K.), 1978. Trophic interactions in soils as they affect energy and nutrient dynamics V-Phosphorus transformations. *Microbial Ecology*, **4**: 381-387.

COLEMAN (D. C.), 1975. — *A review of root production processes and their influence on soil biota in terrestrial ecosystem. In: The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes.* J. M. ANDERSON and A. MACGADYEN. Eds. Blackwell Scientific Publications.

COLEMAN (D. C.), REID (C. P. P.) & COLE (C. V.), 1983. — Biological strategies of Nutrients cycling in Soil Systems. *Advances in Ecological Research*, **13**: 1-55.

COLEMAN (D. C.), 1985. — *Through a ped darkly: an ecological assessment of root-soil-microbial-faunal interactions. In: Ecological Interactions in soil.* A.H. FITTER Ed. Blackwell Scientific Publication, 1-21

COLEMAN (D. C.), COLE (C. V.), ANDERSON (R. V.), BLAHA (M.), CAMPION (M. K.), CLARHOLM (M.), ELLIOTT (E. T.), HUNT (H. W.), SCHAEFER (B.) & SINCLAIR (J.), 1977. — *Analysis of rhizosphere-saprophage interactions in terrestrial ecosystems. In: Soil Organisms as Components of Ecosystems.* LOHM U., PERSSON T., Eds. Ecol. Bull. Stockholm, 25: 299-309.

COÛTEAUX (M. M.), FAURIE (G.), PALKA (L.) & STEINBERG (C.), 1988. — La relation prédateur-proie (protozoaire-bactéries) dans les sols : Rôle dans la régulation des populations et conséquences sur les cycles du carbone et de l'azote. *Rev. Écol. Biol. Sol (sous presse).*

DARBYSHIRE (J. F.) & GREAVES (M. P.), 1967. — Protozoa and bacteria in the rhizosphere of *Sinapis alba* L., *Trifolium repens* L. and *Lolium perenne* L. *Canad. J. Microbiol.*, **13**: 1057-1068.

ELLIOTT (E. T.), COLEMAN (D. C.) & COLE (C. V.), 1979. — *The influence of amoebae on the uptake of nitrogen by plants in gnobiotic soil. In: The soil root interface.* HARLEY L., RUSSEL R. S. Eds., 221-229. Academic Press.

FOGEL (R.), 1985. — *Roots as primary producers in below-ground ecosystems. In: Ecological Interactions in Soil.* A. H. FITTER Ed. Blackwell Scientific Publications, 23-36.

HELAL (H. M.) & SAUERBECK (D.), 1982. — Der Kohlenstoffumsatz von Pflanzenwurzeln und dessen Einflusz auf den Boden. Posterdarstellung. Tagung Deutsch. *Bot. Gesellsch.*, 12-09-82.

HELAL (H. M.) & SAUERBECK (D. R.), 1984. — Influence of plant roots on C and P metabolism in soil. *Plant and Soil*, **76**: 175-182.

HENRY (C. M.) & DEACON (J. W.), 1981. — Natural (non pathogenic) death of the cortex of wheat and barley seminal roots, as evidenced by nuclear staining with acridine orange. *Plant and Soil*, **60**: 255-274.

KUMMEROW (J.), KRAUSE (D.) & JOW (W.), 1978. — Seasonal changes of fine roots density in the southern Californian chaparral. *Oecologia*, **37**: 201-212.

LING-LEE (M.), ASHFORD (A. E.) & CHILVERS (G. A.), 1977. — A histochemical study of polysaccharide distribution in eucalypt mycorrhizes. *New Phytol.*, **78**: 329-335.

LYNCH (J. M.), 1982. — *Interactions between Bacteria and Plants in the Root Environment. In: Bacteria and Plants.* M. E. RHODES-ROBERTS, SKINNER F. A. Eds. Academic Press, 1-23.

LYNCH (J. M.) & PANTING (L. M.), 1980. — Variations in the size of soil biomass. *Soil Biol. and Biochem.*, **12**: 547-550.

MCGILL (W. B.), HUNT (H. W.), WOODMANSEE (R. G.) & REUSS (J. O.), 1981. — *Phoenix, a model of the dynamics of carbon and nitrogen in grassland soils. In: Terrestrial Nitrogen Cycles.* F. E. CLARK and T. ROSSWALL Eds. Ecol. Bull. (Stockholm), **33**: 49-115.

MARTENS (R.), 1985. — Limitation in the application of the fumigation technique for biomass estimations in amended soils. *Soil Biol. Biochem*, **17**: 57-63.

MARTIN (J. K.) & FOSTER (R. C.), 1985. — A model system for studying the biochemistry and biology of the root-soil interface. *Soil Biol. Biochem.*, **17**: 261-269.

MERCKX (R.), GINKEL (J. H.), SINNAEVE (J.) & CREMERS (A.), 1986. — Plant-induced changes in the rhizosphere of maize and wheat. I. Production and turnover of root-derived material in the rhizosphere of maize and wheat. *Plant and Soil*, **96**: 85-93.

MERCKX (R.) & MARTIN (J. K.), 1987. — Extraction of microbial biomass components from rhizosphere soils. *Soil Biol. Biochem.*, **19**: 371-376.

NEAL (J. L.), LARSEN (R. I.) & ATKINSON (T. G.), 1973. — Change in rhizosphere populations of selected physiological groups of bacteria related to substitution of specific pairs of chromosomes in spring wheat. *Plant and Soil*, **39**: 209-212.

NYE (P. H.), 1977. — The rate-limiting step in plant nutrient absorption from soil. *Soil Science*, **123**: 292-297.

NEWMAN (E. I.), 1985. — *The rhizosphere: carbon sources and microbial populations. In: Ecological Interactions in Soil*, A. H. FITTER Ed. Blackwell Scientific Publications, 107-121.

NEWMAN (E. I.) & WATSON (A.), 1977. — Microbial abundance in the rhizosphere: a Computer model. *Plant and Soil*, **58**: 17-56.

NEWMAN (E. I.), HEAP (A. J.) & LAWLEY (R. A.), 1981. — Abundance of mycorrhizas and root-surface microorganisms of *Plantago lanceolata* in relation to soil and vegetation: a multi variate approach. *New Phytologist*, **89**: 95-108.

PANG (P. D.) & PAUL (E. A.), 1980. — Effects of vesicular-arbuscular mycorrhiza on ^{14}C and ^{15}N distribution in nodulated faba beans. *Can. J. Soil Sc.*, **60**: 241-250.

PAPAVIZAS (G. C.) & DAVEY (C. B.), 1961. — Extent and nature of the rhizosphere. *Plant and Soil*, **13**: 384-390.

PRIKRYL (Z.) & VANCURA (V.), 1980. — Root exudate of plant: VI-Wheat root exudation as dependent on growth, concentration gradient of exudates and the presence of bacteria. *Plant and Soil*, **57**: 69-83.

READ (D. J.), FRANCIS (R.) & FINLAY (R. D.), 1985. — *Mycorrhizal mycelia and nutrient cycling in plant communities. In: Ecological Interactions in Soil*. A. H. FITTER Ed. Blackwell Scientific Publications, 193-217.

REID (C. D.) & MEXAL (J. G.), 1977. — Water stress effects on root exudation by lodgepole pine. *Soil Biol. Biochem.*, **9**: 417-422.

ROUAT (J. W.), KATZNELSON (H.) & PAYNE (T. M. B.), 1960. — Statistical evaluation of the rhizosphere effect. *Soil Sc. Soc. America Proceedings*, **24**: 271-273.

ROUGIER (M.), 1976. — Sécrétion de polysaccharides dans l'apex radiculaire de maïs : étude radio-autographique par incorporation de fucose tritié. *J. Microscopic Biol. Cell.*, **26**: 161-166.

ROVIRA (A. D.), FOSTER (R. C.) & MARTIN (J. K.), 1979. — *Origin, nature and nomenclature of the organic materials in the rhizosphere. In: The Soil-Root Interface.* J. L. HARLEY and R. SCOTT-RUSSEL Eds. Academic Press.

SALLIH (Z.), BOTTNER (P.), BILLES (G.) & SOTO (P.), 1987. — Interactions racines-microorganismes : carbone et azote de la biomasse microbienne développée en présence de racines. *Rev. Écol. Biol. Sol (sous presse).*

SAUERBECK (D. R.) & JOHNEN (B. G.), 1976. — Der Umsatz von Pflanzenwurzeln im Laufe der Vegetationperiode und dessen Beitrag zur Bodenatmung. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.*, **139**: 315-328.

SCOTT-SMITH (M.) & TIEDJE (J. M.), 1979. — The effects of roots on soil denitrification. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **43**: 951-955.

SMUCKER (A. J. M.) & SAFIR (G. R.), 1986. — *Root and Soil microbial interactions which influence the availability of photoassimilate to the rhizosphere. In: Microfloral and faunal interactions in natural and agro-ecosystems.* M. J. MITCHELL, J. P. NAKAS Eds. M. NIJHOFF, W. JUNK Publishers.

TROLLDENIER (G.) & RHEINHABER (W.), 1979. — Wurzel Atmung und Bakterienbezatz der Wurzeln in Abhängigkeit von der Ernährung der Planze. *Mitteilg. Dtsch. Badenkundl. Gesellsch.*, **29**: 381-384.

VANCURA (V.) & KUNC (F.), 1977. — The effect of streptomycin and actidione on respiration in the rhizosphere and non rhizosphere soil. *Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskr. und Hygiene* Abl. 2. **132**: 472-478.

VAN VEEN (J. A.), LADD (J. N.) & FRISSEL (M. J.), 1984. — Modelling C and N turnover through the microbial biomass in soil. *Plant and Soil*, **76**: 257-274.

VAN VUURDE (J. W. L.) & SCHIPPERS (B.), 1980. — Bacterial colonization of seminal wheat roots. *Soil Biol. Biochem.*, **12**: 559-565.

WAREMBOURG (F. R.) & BILLÈS (G.), 1979. — *Estimating carbon transfers in the plant rhizosphere. In: The Soil-Root Interface.* J. L. HARLEY and R. SCOTT-RUSSEL Eds. Academic Press, 183-196.

WAREMBOURG (F. R.), 1982. — *Carbon flow in the plant-soil system: a comprehensive approach.* Coloquio Regional sobre Materia Organica do solo. CERRI C. C. Ed. Brazil, 75-80.

WHIPPS (J. M.) & LYNCH (J. M.), 1983. — Substrate flow and utilisation in the rhizosphere of cereals. *New Phytol.*, **95**: 605-623.

WOLDENDORP (J. W.), 1981. — *Nutrients in the rhizosphere.* 16th Colloquium of the International Potash Institut. Agricultural Yield Potentials in Continental Climates, 99-126. Bern.

WOODS (L.), ELLIOTT (E. T.), ANDERSON (R. V.) & COLEMAN (D. C.), 1982. — Nitrogen transformations in soil as affected by bacterial-microfaune interactions. *Soil Biol. Biochem.*, **14**: 93-98.